SOMATISCHE MUTATIONEN BEI

COLEUS HYBRIDUS.

Auszug aus der

Inaugural - Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät der
Julius-Maximilians-Universität zu Würzburg

vorgelegt
von
Elisabeth Lutterloh

Würzburg 1955

Tag der mündl. Prüfung:
22. Juli 1955

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

Den Anlass zu vorliegender Arbeit gab im Sommer 1950 ein besonders auffälliges Exemplar gemusterter Coleus-Pflanzen: Die ältesten Blätter waren auf beiden Blatthälften gleichmässig rot gefleckt. Auf den jüngeren Blättern breiteten sich an Grösse zunehmende rein rote Areale aus in sektorialer Anordnung. Der dekussierten Blattstellung entsprechend wechselten median halbierte Blattpaare mit solchen ab, die aus einem einheitlichen roten und einem gefleckten Blatt bestanden.

Unabhängig von der Rotfleckung trat eine Rottönung auf. Rotgetönt nenne ich alle Pflanzen, deren Spreiten von einer zartroten Färbung überlaufen sind, bedingt durch einen schwachen Anthozyangehalt der Epidermiszellen.

Es gelang, von dieser Pflanze (Sippe 26) einheitlich gefleckte und einheitlich rote Seitenzweige abzustecken und eine Reihe von Klonen zu gewinnen. Im Herbst 1950 wurde mit genetischen Versuchen begonnen.

Versuche und Ergebnisse bei der Chimäre 26:

Bei Selbstungen spalteten die F-Generationen in festen Zahlenverhältnissen in 4 Mustertypen auf. Diese Zahlenverhältnisse waren bei gefleckten und roten Klonen stets die selben. Ebenso verhielten sich die Nachkommen aus den Kreuzungen gefleckter, roter und gefleckter x roter Klone. Rote und gefleckte Klone der Chimäre 26 haben also die gleiche genische Zusammensetzung. Ihre Zeichnungsunterschiede sind nicht in verschiedenen Keimbahnen, sondern in verschiedenem Soma begründet.

Die Spaltungsverhältnisse waren 2 gefleckt : 2 ungefleckt. Bezüglich der Tönung ergab sich das Verhältnis 3 getönt : 1 ungetönt. Die durch das Faktorenpaar Dil.dil. bedingte Tönung ist dominant; ihr Verhalten folgt den Mendel`schen Gesetzen, wie eine statistische Prüfung bewies.

Die Anthozyanfleckung dominiert dagegen nur unvollständig über das rein grüne Merkmal. Sie wird bewirkt durch die Genkombination Rub.rub.. Die Chimäre hatte die genische Zusammensetzung Rub.rub. Dil.dil.. Das selbe gilt für alle der Chimäre phänotypisch gleichenden Nachkommen. Den Mendel`schen Regeln entsprechend entstehen in den F-Generationen auch nur gefleckte Pflanzen der Genkombination Rub.rub. dil.dil., nur getönte Pflanzen mit rub.rub.Dil.dil. und rub.rub.Dil.Dil. und anthozyanfreie, grüne Pflanzen mit rub.rub.dil.dil..

Sehr wichtig war die Beobachtung,dass die Kombination Rub.Rub. fehlte.Sie hätte zu 25% in rein roten Pflanzen sichtbar auftreten müssen.Das Fehlen lässt sich durch die Annahme erklären,dass die doppelt dominante Genkombination zwar lebensfähig, aber nicht manifest ist, indem das eine der beiden Rub.-allele zu rub. rückmutiert.Dasselbe gilt auch für die F_2.

In F_1hätte ein 3 : 1 Verhältnis auftreten müssen;wegen irrtümlicher Klassifizierung entstand aber daraus ein 2 : 2 Verhältnis.Das späte Auftreten der somatischen Mutationen hatte zur Folge,dass die roten Flecken einiger (bis zu 38% einer F-Generation) Pflanzen mikroskopisch klein blieben,so dass sie zur rein grünen Sektion anstatt zur gefleckten gerechnet wurden.In F_2spalten alle F_1-Pflanzen vom Typus des gefleckten Chimärensektors nach Selbstung im Verhältnis 3 gefleckt : 1 ungefleckt auf, bezüglich Tönung wieder zu 3 getönt : 1 ungetönt. Das nun normale 3 : 1 Verhältnis zeigt,dass hier eine richtige Klassifikation möglich war, da der Zeitpunkt der somatischen Mutationen gewissen Schwankungen ausgesetzt ist, auch in verschiedenen Generationen der selben Sippe.

Die Selbstungen nur gefleckter Pflanzen führen zu F_2-Generationen mit sehr willkürlichen Aufspaltungen, die in 2 von 4 Nachkommenschaften den 3fachen mittleren Fehler für das zu erwartende 3 : 1 Verhältnis überstiegen.Für diese Fälle ist die irrtümliche Klassifizierung in gesteigertem,wechselndem Masse anzunehmen.

Das Auftreten der somatischen Mutationen und damit der Manifestation von Rub.rub. ist zeitlich durch Aussenfaktoren leicht zu modifizieren.Darauf sind die beiden eben genannten abweichenden Fälle zurückzuführen.

Getönte Pflanzen spalten konstant im Verhältnis 3 getönt : 1 ungetönt.Richtig klassifizierte rein grüne Pflanzen züchten rein weiter.

Die Anthozyanfleckung wird durch ein Gen vererbt,das in Epidermiszellen -auf dem Weg über somatische Mutationen- Anthozyanbildung veranlasst.Da die Keimbahngene von den Vorgängen im Soma nicht beeinflusst werden,sind die Nachkommen solcher somatisch veränderter Pflanzen untereinander gleich trotz oft unterschiedlicher Zeichnung der Elternpflanzen.Aus dem selben Grunde sind auch Zellschicht des elterlichen Blattes,Grösse und Form,in denen die somatisch mutierten Areale auftreten, belanglos für das genetische Verhalten der Pflanze.

Diese Ergebnisse deuten auf Wirkung eines mutablen Gens hin. Der Beweis für Genänderungen im Soma konnte nicht erbracht werden, da Epidermiszellen nicht zur Produktion von Keimzellen gebracht werden konnten. Könnte man z.B. aus der Gewebekultur roter Epidermiszellen rein rote Pflanzen regenerieren lassen, so müssten deren Keimzellen zu konstant rein roten Pflanzen führen.

Selbstungen anderer Chimären:

Die verschieden gezeichneten Seitenzweige von Chimärenpflanzen anderer Sippen konnten ebenfalls abgesteckt und getrennt geselbstet werden. Die Identität der F-Generationen fiel sofort auf. Die Entstehung der Chimärensektoren beruht also auch bei diesen Pflanzen auf somatischer Mutation; Chimären und Nicht-Chimären sind somit bezüglich Musterentstehung genisch gleichwertig; die Vorgänge in der Epidermis nehmen auf die Keimbahn keinen Einfluss.

Bei den nicht-chimärischen Pflanzen anderer Sippen traten bei Kreuzung je nach Sippenzugehörigkeit und Mustertyp ganz verschiedene Spaltungsverhältnisse auf. Teils wegen der Bastardnatur der Elternpflanzen, teils wohl auch wegen der exogenen Beeinflussbarkeit der Fleckung trugen diese Ergebnisse nicht zu einer Klärung der Probleme bei.

Die Fleckungsarten von Coleus:

liessen sich in 5 Formen einteilen, von denen die ersten 3 kombiniert in der Ausgangspflanze (Sippe 26) und den ihr gleichenden Nachkommen vorkamen.

vittatus = rote, über 1 cm lange Streifen.

maculatus = rote, ca. 5qmm grosse, polyedrische Flecken, und

punctatus = ca. 2qmm grosse auf die Spreite verstreute rote Punkte.

Ausser diesen wurden noch 2 weitere Formen anderer Coleus-Sippen untersucht: mikrostictus = winzige rote Punkte sind in Streifen- oder Fleckenform zusammengedrängt, und

venosus = in scharf umgrenzten Arealen sind die Zellen über der Nervatur rot.

Die entwicklungsphysiologischen Untersuchungen dieser Flekkungsarten führten zu folgender Hypothese. Alle Fleckentypen treten in Form kleinerer oder grösserer Areale auf. Sie entstehen im Dermatogen des Vegetationspunkts durch inäquale Teilungen. Sie wurden bereits von KUESTER für die Fleckung von Coleus als Entwicklungsprinzip angenommen und sind charakterisiert durch den Zeitpunkt, zu dem somatische Mutationen von rub. zu

Rub. auftreten.Dass diese Inäqualität genischer Natur ist, konnte wegen der ausbleibenden sexuellen Reproduzierbarkeit nicht bewiesen,aber auch nicht widerlegt werden.

Die Umgrenzung der Areale ist nur bei den Typen ven. und mik.sichtbar.Sie deutet auf eine veränderte Mutationsrate hin in den verschiedenen Arealen der Epidermis.D.h.,dass die grossen Flecken wie vitt. und mac. bei frühen inäqualen Teilungen entstehen,die punct.-Form in späten und mik. in den letzten. Bei den Typen vitt.,mac.,punct. sind die Arealgrenzen schwer zu unterscheiden,falls sie nicht auf einer Pflanze oder einem Blatt isoliert auftreten,weil sich Arealgrenze und roter Zellkomplex nicht decken.Normalerweise überschneiden sich die Areale innerhalb eines Blattes,so dass die einzelnen Fleckengrössen auf engem Raum vereinigt erscheinen.

Berechnungen der Mutationshäufigkeit pro Zellgeneration (in Anlehnung an DEMEREC's Untersuchungen an Delphinium ajacis) ergeben bei Sippe 26 zwei Maxima zu Beginn und Ende der Blattentwicklung und ein Minimum zwischen der 3. und 12. Zellgeneration.Die Lage der Kardinalpunkte ist sippenspezifisch und innerhalb stabiler Sippen konstant.Die somatischen Mutationen finden bei Sippe 26 nie in frühen Blattentwicklungsstadien statt,sonst müssten rein rote Blätter entstehen.

Wahrscheinlich erfolgen die Mutationen während der Interphasen der somatischen Zellteilungen.Dafür spricht die Häufung der Mutationen gegen Ende der Blattentwicklung,weil in diesem Stadium die Dauer der Interphasen verlängert ist.Die Schwankungen der Mutationshäufigkeit sind denen des lavender-α-Gens von Delphinium ajacis ähnlich.

Untersuchungen über spontane Musteränderung durch somatische Mutationen: Bezüglich der Richtung kann man dreierlei spontane Musteränderungen unterscheiden:Vergrösserung der roten Flecken,
Verkleinerung der roten Flecken,
mehrmalige Vergrösserung und Verkleinerung.

Die Aenderungen scheinen in nicht chimärischen Pflanzen kontinuierlich.Bei den Chimärenpflanzen erfolgen die Aenderungen diskontinuierlich in ganzen Seitenzweigen oder Sektoren.

Die Rottönung weist ebenfalls Schwankungen der Arealgrösse auf,während Intensitäts-Schwankungen meist exogen bedingt auftreten.Auch die Chimärenbildungen (gefleckt- ungefleckt,getönt - ungetönt)kommen bei geänderten Kulturbedingungen gehäuft vor. Die meisten dieser Chimären streben gegen Ende der Entwick-

lung einem stabilen Endzustand zu, d.h. der eine Sektor vergrössert sich auf Kosten des andern. In den 14 überprüften Fällen wurde das Sprossende nur in 4 Pflanzen anthozyanfrei oder besass kleinere Flecken; in 10 Fällen wurde es einheitlich rot. Daraus scheint hervorzugehen, dass die Fleckung einem instabilen Zustand entspricht, die kontinuierliche einem relativ stabilen. Man könnte diese Schwankungen auffassen als Ausdruck eines labilen inneren Milieus, dessen Wirkung einen stabilen Endzustand anstrebt und ihn weiterhin aufrecht erhält.

Da die Schwankung der Fleckengrösse trotz längerer Beobachtung keine bestimmte Rhythmik aufweist, kann man für ihr Zustandekommen ebenfalls Disharmonien im inneren Milieu verantwortlich machen.

Die Schwankungen des Zeitpunkts der Mutationen sind nicht abhängig von Keimbahngenen, sondern werden von äusseren Faktoren veranlasst. Andererseits können diese Faktoren auch keinen Einfluss auf die Wirkung der Gene nehmen.

Vergleich mit den genetischen Untersuchungen anderer Autoren:

Der Vergleich zum genetischen Verhalten der Coleussippen von RIFE und BOYE ergab trotz mancher Gemeinsamkeit in den wesentlichen Zügen mannigfaltige Unterschiede.

Den Ergebnissen STOUT`s kommen die Ergebnisse an meinen Pflanzen wesentlich näher, nur basiert seine Deutung nicht auf mendelistischer Grundlage.

Die genetischen Untersuchungen BEIJER`s an Coleus zeigen, dass sich sein Material im erblichen Verhalten nur von meiner Sippe 26 unterscheidet, nicht aber von den anderen meiner Sippen. Wichtige Unterschiede bei seinen Pflanzen sind:

1. die eindeutige Klassifizierbarkeit der Pflanzen nach Fleckengrössen,
2. die erbliche Verschiedenheit von Chimärensektoren,
3. das Mutieren von Soma- und Keimbahngenen in seinen Pflanzen.

Der Vergleich mit Coleussippen anderer Autoren macht einige erhebliche Unterschiede deutlich: Knospenvariation ist bei vegetativer und sexueller Fortpflanzung gleich zahlreich (STOUT).

BEIJER berichtet von meist irreversiblen Knospenvariationen. Einheitlich grüne und rote Pflanzen seines Materials sind vegetativ s t e t s völlig konstant. Zwischen den Fleckengrössen fand BEIJER keine fliessenden Uebergänge, sondern stellte ein konstantes Differenzierungsstadium fest.

Bezüglich der Musterkonstanz kommt mein Pflanzenmaterial

den Pflanzen STOUT`s nahe.Bezüglich der Anthozyanfleckung ähnelt es den Pflanzen BEIJER`s.Bezüglich der Panaschierung scheinen sich STOUT`s und BEIJER`s Pflanzenmaterial zu gleichen.

Der Vergleich mit anderen Pflanzengattungen zeigt Aehnlichkeit

1.) zu Mutationen der Coleussippe 9 und 27

a)bei dem labilen Gen für das Merkmal albovariabilis von Capsella bursa pastoris (CORRENS),

b) ferner ergaben sich Analogien zu den labilen Genen der laciniata-Sippe von Malva parviflora,der cruciata-Sippe von Oenothera biennis,der accorrugata-Sippe von Antirrhinum.

2.) Gemeinsames gefleckter Pflanzen anderer Coleussippen

c) mit gestreiften Antirrhinum-Sippen (BAUR) im Verhalten der labilen Gene für die Merkmale albo-und rubrostriata,

d) mit der gilva-rosea-striata- Sippe und der variegata-Form von Mirabilis Jalapa (CORRENS);

3.) Aehnlichkeit der Mutationen in der Keimbahn der Sippe 26

e) mit denen des Gens Atardata von Antirrhinum majus(STUBBE).

LITERATUR - VERZEICHNIS

BAUR E.:Untersuchungen über das Wesen,d.Entstehung u.d.Vererbg. v.Rasseunterschieden b.Antirrh.majus.Bibliogr.Genet.4,1924

BEIJER I.J.:Ueber die Knospenvariationen d.Coleus hybridus. Genetica 14, 1932

BOYE C.L.u.RIFE C.D.:Genetic Studies of Coleus,I,Sonderdruck

CHITTENDEN R.J.:Vegetative Segregation.Biblioth.Genet.3,1927

CORRENS C.:Zur Kenntnis d.Rolle von Kern und Plasma. Indukt.A.-und Vererbgslehre 2,1909 b

" :Vererbungsversuche m.buntblättr.Sippen v.Capsella bursa pastoris.Sitzgsber.Preuss.Akad.Wiss.34, 1910

" :D.Uebergang aus d.homoz.in d.heteroz.Zustd.im selb. Indiv.b.buntblttr.u.gstr.blühd Mirabilis-Sippen. Ber.deutsch.Bot.Ges. 28, 1910

" :Ueber nichtmendelnde Vererbg.Ind.A.-u.Vererblehre59,31

DALE u.OLIVE,REES-L.:Plastid Variegation and concurrent Anthozyaninvarieg.in Salpiglossis.Genetics 24, 1939

DEMEREC M.:The Behaviour of two mutable genes of Delphin.ajac.. Botan.Review 1, 1935

GÄUMANN E.: Neuere Erfahrungen m. Welketoxinen. Experentia VII, 1951

HARTE C.: Untersuchungen über labile Gene. Sonderdruck 1950

HARDER u. DÖRING: Ueber Farb- u. Musteränderungen b. Bltn.. Die Natw. 44, 1938

JONES F.D.: Somatic Segregation. Bot. Review 7, 1941

KAPPERT H.: Die vererbgswissenschaftl. Grundlagen d. Pfl. züchtung 1952

KUESTER E.: Ueb. A -Zeichng. u. Zellmut.. Ber. deuts. Bot. Ges. 33, 1915

" : Entwicklgsmechanik d. pathol. Gewebe. Path. Pfl. anatomie 1916

" : Die Verteilung d. A .zyans b. Coleusspielarten. Flora 110, 1918

" : Ueb. d. Zeichng. d. Blttr. u. Bltn. Abderh. Forts. d. nat. Forschung 12, H. II, 1926 b

" : A nat. d. panasch. Blattes. Handb. Pfl. anat. Linsb. VIII, Bln. 1927

" : Die Pflanzenzelle. 2. Auflage, Fischer Jena, 1951

NOACK K.L.: Entwicklgsmechan. Studien an panasch. Pelargonien. Jahrb. wissensch. Bot. 61, 1922 (459)

" : Unters. an Pelarg. zon. "Freak of Nat." Zeits. f. Bot. 23, 1930

PICK : Ueber die Bedeutung d. roten Farbstoffes b. d. Phanerogamen u. d. Beziehgen. desselb. z. Stärkewanderung. Bot. Zentralbl. 16, 1883

RENNER O.: Zur Kenntnis d. nicht mendelnd. Buntheit d. Laubblttr.. Flora N.F. 30, 1936

RIFE D.C.: Genetic Studies of Coleus II) Leaf form and a Bud Mutation. The Journal of Heredity 31, H. 6, 1940

" : A Series of 5 multiple Alleles. Sonderdruck 1945

RIFE D.C. u. DUBER: Genes and Species Differencies in Coleus. Sonderdr. 1946

RIFE D.C.: Simply inheritied Variations in Coleus. Sonderdruck 1948

SCHERZ W.: Beiträge zur Genetik d. Buntblättrigkeit, Ind. Abst. u. Vererb.-lehre 45, 1927

SCHUMACHER W.: Stoffwechselphysiol. Untersuchgen. an pan. Pfl.. Planta 3, 1927

SCHWARZ W.: Zur Aetiologie d. geadert. Panaschierung an Coleus hybridus. Planta 3, 1927

STERN C.: Multiple Allelie. Handb. d. Vererbgswiss. I, 2. Hälfte, 1930

STOUT A.B.: The Establishment of Va rieties in Coleus by the selection of somatic Variegations. Carnegie Instit. Washington. 1915

STOERMER u. WITSCH : Chem. u. entwicklungsphysiolog.-genet. Unters. über die Blütenfarbmuster v. Petunia. Planta 27, 1937

STUBBE H.: Labile Gene. Bibliotheca Genetica 10, 1933

" : Konstanz der Gene. Ind. Abst. u. Vererb. lehre 70, 1935

" : Das Merkmal Acorrugata von Antirrhinum majus, eine willkürl. auslösbare domin. u. labile Genmutat.. Nachr. Ges. Gött. math.-phys. Kl., N.F. Fachgr. IV, Bd. 2, 1935

" : Zur Analyse einer dominant wirkenden, sich variabel manifestierenden Mutation v. Antirrhinum majus. Sonderdruck 1938

" : Genmutation. Handbuch der Vererbungswissenschaft. 1938

UFER M.: Erblichkeitsuntersuchungen an "Freak of Nature". Ind. Abst. u. Vererbungslehre 7, 1936

WINGE O.: On the non-mendelian Inheritance in variegated plants. Rec. de trav. du Lab. Carlsberg, 14, H. 3, 1919